Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXVIII, n° 31.
Bruxelles, avril 1952.

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXVIII, nr 31.
Brussel, April 1952.

SUR LES AFFINITÉS SIPHLONURIDIENNES DU GENRE METRELETUS DEMOULIN, 1938 (INSECTES ÉPHÉMÉROPTÈRES),

par Georges DEMOULIN (Bruxelles).

AVANT-PROPOS.

En créant, en 1951, le genre *Metreletus* DEMOULIN, j'ai insisté sur l'étroite ressemblance que ces *Metretopodidæ* présentent, au stade larvaire, avec le genre *Ameletus* EATON, de la famille des *Siphlonuridæ*. A l'époque, je n'ai fait aucune allusion à la valeur que pouvait avoir, pour la phylogénie des Ephémères, ce nouveau représentant d'une famille que J. R. TRAVER considérait (1935) comme un « connecting link » entre les *Siphlonuridæ* et les *Ecdyonuridæ,* tandis que J. A. LESTAGE (1938) — niant toute parenté entre ces dernières familles — la faisait remonter indépendamment, peut-être aussi loin que les Permoplectoptères *Protereismatidæ*.

De nouvelles investigations menées sur le matériel de *Metreletus* qui m'avait antérieurement servi m'ont encore révélé des ressemblances avec le genre *Ameletus* EATON, cette fois à d'autres stades de leur ontogenèse. Ces similitudes de structure, jointes à celles précédemment signalées, sont telles que, à mon avis, il devient nécessaire de requestionner la position systématique du genre *Metreletus* et, corollairement, la valeur phylogénique de la famille des *Metretopodidæ*. C'est le résultat de ces recherches que j'exposerai ici. Je donnerai d'abord la description de l'œuf de *Metreletus* et le comparerai à celui des

genres voisins. Viendra ensuite un exposé des variations que montre la nervulation cubitale de l'aile antérieure chez *Metreletus*. Je terminerai par une discussion des faits.

L'œuf des *Metreletus* Demoulin.

J'ai pu examiner l'œuf ovarien, obtenu des subimagos, des deux *Metreletus* occidentaux. Je décrirai celui de l'espèce française, *M. hessei* (Fizaine).

Œuf (fig. 1) ovalaire, aplati, long de 0,37 - 0,40 mm et large de 0,23 - 0,25 mm. Coloration brun-jaunâtre.

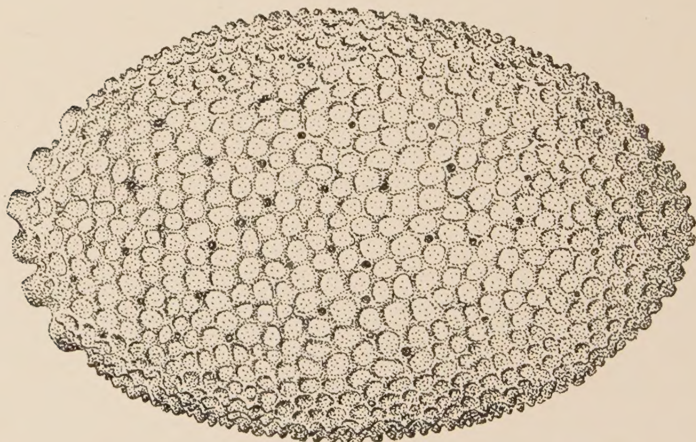


Fig. 1. — *Metreletus hessei* (Fizaine), œuf, vue générale, le « gros bout » à gauche ; gr. : 200 ×.

Le chorion (figs. 2-3) montre une fine sculpture consistant essentiellement en ce que, avec S. Bengtsson (1913), nous pourrions appeler des « mailles » penta- ou hexagonales régulièrement disposées sur toute la surface de l'œuf, et mesurant 0,011 - 0,015 mm de diamètre. Ces mailles sont définies par des élevures chorioniques, larges et hautes de 0,003 - 0,004 mm, qui, aux angles (ou, si l'on veut, aux « nœuds ») des mailles, s'épaississent légèrement. Dispersées assez irrégulièrement, et occupant le centre de groupes de 5-6 mailles, se trouvent des protubérances de même largeur que les mailles et hautes de 0,008 - 0,010 mm, portant en leur centre une cavité subcirculaire

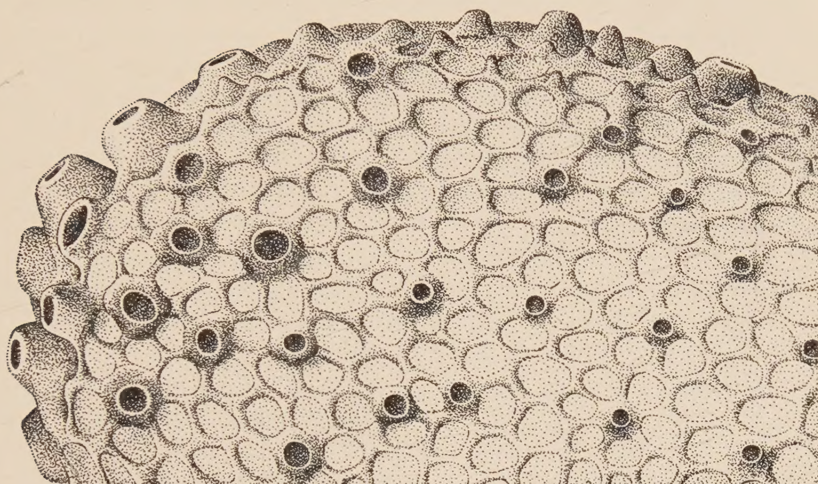


Fig. 2. — *Metreletus hessei* (Fizaine), œuf, vue partielle montrant la réticulation et les protubérances adhésives (?) du chorion; gr.: 540 ×.

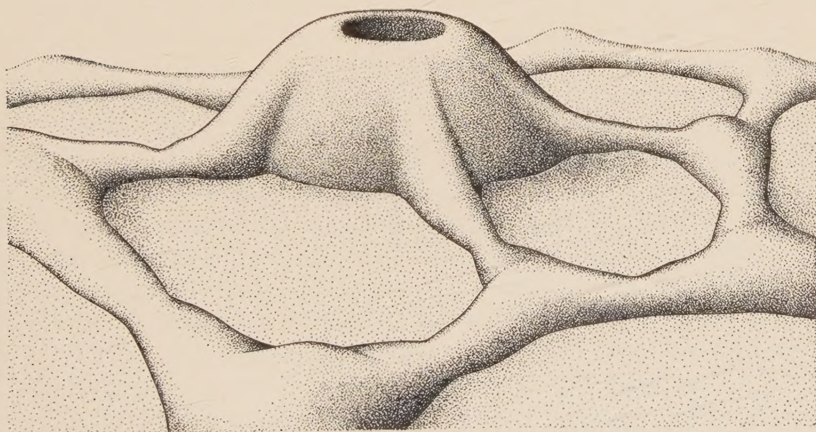


Fig. 3. — *Metreletus hessei* (Fizaine), œuf, vue tangente schématique d'une partie du chorion montrant la disposition des élevures superficielles; gr.: env. 2400 ×. — Remarquer la plus grande épaisseur des élevures au niveau des « nœuds » des mailles; noter que la proéminence adhésive (?) (au centre du dessin) peut s'interpréter comme une maille à parois particulièrement larges et épaisses.

profonde. Sur la partie distale située au « gros bout » de l'œuf, on voit d'autres élevures de même type, mais plus grosses, larges de 0,023 - 0,026 mm et hautes de 0,020 - 0,021 mm, dont 6 ou 7 occupent une position périphérique. La conservation en alcool ne permet pas de préciser la nature exacte de ces grandes élevures, mais des analogies structurales avec les œufs d'autres espèces d'Ephémères laisse supposer qu'il s'agit d'organes d'accrochage.

L'œuf de *Metreletus goetghebueri* (Lestage) ressemble à celui de l'espèce précédente. N'ayant pu l'isoler de l'enveloppe ovarienne de l'unique femelle où je l'ai observé, je laisserai sa description pour une autre occasion.

Ce que nous savons maintenant de la structure fine de l'œuf des *Metreletus* suffit pour en tenter la comparaison avec ce que la littérature nous apprend sur ce stade chez les genres voisins *Metretopus* Eaton et *Siphloplecton* Clemens, et — puisque les similitudes de structure larvaire nous y invitent — chez *Ameletus* Eaton.

La documentation que l'on peut rassembler sur le sujet est d'ailleurs assez restreinte, car l'étude des œufs d'Ephéméroptères a été fort négligée jusqu'à présent. Les seuls travaux d'ensemble sont dus à S. Bengtsson (loc. cit.) pour des espèces nord-européennes, à A. H. Morgan (1913) et O. R. Smith (1935) pour des espèces néarctiques.

S. Bengtsson (loc. cit., pp. 303-304) a donné, de l'œuf de *Ameletus alpinus* Bentgsson une description très détaillée. L'examen de cette description et des figures qui l'accompagnent montre une profonde identité de structure entre l'œuf de cette espèce et celui de *Metreletus* Demoulin. On notera seulement, chez ce dernier genre, une taille près de deux fois plus grande, une moindre différence de volume entre les protubérances du disque et celles de la périphérie, et enfin l'absence de grosses élevures au « petit bout » de l'œuf.

L'œuf de *Metretopus borealis* (Eaton) a été également décrit par l'auteur scandinave (loc. cit., pp. 305-306), qui l'a comparé à celui de *A. alpinus* Bengtsson, auquel il ressemble fort, tout en étant de taille plus grande (quoique moindre que celle de *Metreletus*). Les petites élevures discales sont plus déprimées, et les organes adhésifs sont répartis tout autour de la périphérie.

Nous devons à O. R. Smith (1935, pp. 78-79) la description de l'œuf de *Siphloplecton* Clemens : il est d'un type structural

assez différent de celui des espèces précédentes. D'une taille à peine supérieure à celle de l'œuf d'*Ameletus alpinus* Bengtsson, il est dépourvu de réticulation du chorion, celui-ci portant seulement des protubérances de deux grandeurs différentes, fonctionnant vraisemblablement comme organes adhésifs. Les grandes protubérances sont rassemblées autour d'un seul (*S. speciosum* Traver) ou des deux pôles de l'œuf (*S. signatum* Traver et *S. basale* Walker).

Comme on le voit, il existe, entre les œufs de *Metretopus*, de *Metreletus* et d'*Ameletus*, une étroite similitude structurale que l'on ne retrouve pas chez les autres constituants de ce que J. A. Lestage (loc. cit.) appelait le « complexe amétropométrétopodidien ».

Avant d'envisager ce que nous pouvons tirer, au point de vue systématique et phylogénique, de pareille similitude, j'étudierai ce que nous apporte d'original l'aile antérieure de *Metreletus*, et plus spécialement son champ cubital.

Le champ cubital de l'aile antérieure de *Metreletus* Demoulin.

Ce qui distingue immédiatement le champ cubital de l'aile antérieure d'un Métrétopodide de celui d'un Siphlonuride, c'est la présence chez le premier de deux nervures intercalaires se terminant au tornus, et leur remplacement chez le second par de courtes nervures plus ou moins onduleuses, naissant de la CUA avec laquelle elles forment un angle très ouvert, et se terminant, pour la plupart sinon toutes, à la marge en-deçà du tornus. C'est là un caractère utilisé en systématique, et J. A. Lestage s'en est encore servi en 1938 pour séparer les *Metretopodidæ* non seulement des *Siphlonuridæ*, mais encore des *Ametropodidæ* et de ses *Siphloplectonidæ*, ces deux dernières familles montrant, dans le champ cubital de l'aile antérieure, non pas une mais deux paires d'intercalaires.

Quand G. Ulmer a décrit son *Metretopus* (maintenant *Metreletus*) *balcanicus* (1919), il a signalé la présence chez cette espèce de deux paires d'intercalaires cubitales. On pouvait s'attendre donc à ce que la position systématique de cette espèce soit remise en question, et le parfait connaisseur d'Ephémères qu'était J. A. Lestage n'y a pas manqué (loc. cit.). On voudra bien noter que, faute de figuration de l'aile du « *Metretopus* » balkanique, le savant éphémérologue n'aurait pu se prononcer

plus catégoriquement. C'est pour avoir pu prendre connaissance plus précise de ce type alaire, et l'avoir comparé à celui de deux autres « *Metretopus* », *M. hessei* Fizaine et *M. goetghebueri* Lestage, que j'ai été amené à scinder le genre de Eaton, et, y laissant deux espèces nordiques (*M. borealis* Eaton et *M. alter* Bengtsson), à créer le nouveau genre *Metreletus* pour y placer les trois espèces précédemment nommées, toutes trois d'Europe tempérée. Entre autres caractères distinctifs du nouveau genre, j'ai cité la « tendance du champ cubital de l'aile antérieure à former une deuxième paire d'intercalaires » en avant de la paire métrétopodidienne banale (1). Je dois y revenir aujourd'hui.

Avant toute autre chose, je dois faire remarquer que la nervulation cubitale de l'aile antérieure de *Metreletus* n'est pas encore bien fixée. On le verra en comparant l'iconographie de ma note précédente aux figures que je donne ici (fig. 4 a-c).

On notera tout d'abord que cette région de l'aile présente, avec nombre d'intermédiaires, deux types que l'on croirait à première vue opposés : l'un bien représenté par l'exemplaire de *M. goetghebueri* Lestage qui a fourni la figure 1 d de ma note précédente, et chez lequel on voit seulement deux grandes intercalaires cubitales, bien marquées et rappelant bien ce qui existe chez un *Metretopus* au sens où je l'entends ; l'autre, bien visible chez l'holotype de *M. balcanicus* Ulmer où il y a quatre intercalaires plus courtes, flexueuses, plus obliques sur la CUA dont elles naissent (voir ma figure 11 a de 1951). J'ajouterai immédiatement qu'il ne s'agit pas là d'une différence spécifique, car les deux *Metreletus* d'Europe Occidentale présentent des individus (fig. 4 a) chez lesquels l'aile est du type *balcanicus*.

Un deuxième point à noter est que, si chez *Metreletus* comme chez *Siphloplecton*, on parle de la présence de deux paires d'intercalaires cubitales à l'aile antérieure, il s'agit là d'une similitude d'expression pour des raisons de commodité de langage, bien plus que d'une identité de fait. Chez les *Siphloplectonidæ*, le champ cubital de l'aile antérieure est absolument comparable à celui d'un Ecdyonuride, avec quatre intercalaires

(1) Contrairement à ce que j'ai indiqué, d'après S. Bengtsson (1909), dans ma note précédente, la larve de *Metretopus* s. str. (du moins celle de *M. borealis* Eaton) possède un palpe maxillaire triarticulé. Je remercie vivement M. G.-F. Edmunds Jr (Salt Lake City), qui m'a communiqué divers renseignements sur les *Metretopodidæ* s. lat.

bien nettes, presque parallèles à la CUA. Il en est tout autrement chez les individus à deux paires d'intercalaires de *Metreletus*. Comme je l'ai écrit plus haut, ces nervures sont obliques sur la CUA, flexueuses, et, rappelant étrangement ce que montrent les *Siphlonuridæ*, se terminent à la marge en-deçà du tornus. Mais ici, elles sont réunies entre elles par de petites nervules transversales. Il en est comme si cette aile était, sur ce point, plus primitive, plus proche de l'archédictyon originel que celle des Siphlonurides, à laquelle elle pourrait avoir donné naissance par une simplification consistant en la disparition des nervules transversales, dont il reste d'ailleurs encore des traces chez maintes espèces de cette famille.

Un premier pas dans ce sens se manifeste d'ailleurs déjà chez l'un ou l'autre individu de *Metreletus*, tel par exemple celui que je figure ici (fig. 4 a) et chez lequel il n'y a pas de vraies nervures intercalaires cubitales, mais quatre nervures sigmoïdes reliées chacune à la précédente par une seule nervule transversale. On n'est là pas bien loin de ce qui existe chez certains Siphlonurides authentiques, figurés par A. E. Eaton (1883 : *Chirotonetes ignotus* ♀, pl. XIX, fig. 33 b; *Coloburus* sp., pl. XVIII, fig. 32 b), et surtout par G. Ulmer (1938 : *Dictyosiphlon molinai* [Navas], figs. 6 a et 7 a-e).

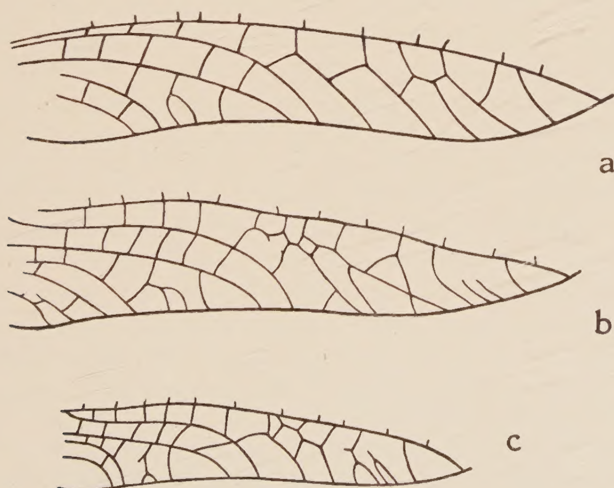


Fig. 4. — *Metreletus* div. sp., champ cubito-anal de l'aile antérieure (gauche); gr. : 16 × :
a. *M. hessei* (Fizaine), ♀ subimago. — b. *M. goetghebueri* (Lestage), ♀ imago. — c. *M. goetghebueri* (Lestage), ♀ subimago.

Par contre, un autre type de simplification, conservant les nervules transversales cette fois, mais en les réarrangeant, serait à l'origine du type métrétopodidien pur. A l'appui de cette hypothèse, on peut signaler que ce type alaire est déjà fortement ébauché dans certaines ailes de *M. balcanicus* (ULMER), et que, d'autre part, s'il est banal chez les deux autres *Metreletus,* certains individus parmi ces derniers, au moins chez *M. goetghebueri* (LESTAGE), conservent encore un champ cubital antérieur assez irrégulier, comme la manifestation d'une certain indécision dans le choix d'un plan défini de nervation (figs. 4 b, 4 c).

Metreletus occupe ainsi une position réellement intermédiaire entre *Metretopus* et les *Siphlonuridæ.* Ceci, joint aux étroites similitudes structurales que présentent les larves et les œufs de *Metreletus* avec ceux d'*Ameletus,* m'amène à poser la question que j'énonçais au début de cette note : quelle est la valeur systématique de la famille des *Metretopodidæ ?*

LES AFFINITÉS AMÉLÉTIDIENNES DE *Metreletus* ET LA VALIDITÉ DE LA FAMILLE DES *Metretopodidæ.*

Dans un groupe dont les origines sont encore bien mal connues, et les précurseurs immédiats représentés seulement par des fragments souvent fort incomplets, nous en sommes réduits, pour essayer de résoudre le problème qui se pose ici, à questionner les faits que peuvent nous fournir les formes actuelles.

Revenons-en d'abord à l'œuf et à la larve. Si O. R. SMITH (1935, p. 73) ne veut pas accorder aux caractères de l'œuf une valeur systématique au delà du plan générique, J. G. NEEDHAM (1935, p. 235) reconnaît par contre une importance primordiale aux larves des espèces dont la morphologie imaginale n'est pas suffisamment démonstrative. On sait combien cette dernière conception a été fructueuse, et je me bornerai à rappeler qu'elle a toujours été présente dans les nombreuses et remarquables notes que J. A. LESTAGE a publiées sur la systématique et la phylogénie des Ephémères.

L'apport fourni, par cette façon de voir, à la compréhension que nous pouvons avoir de l'ordre des Ephémères diffère selon que l'on s'adresse à des espèces dont les adultes sont semblables et les larves différentes, ou inversement. Dans le premier cas — apparemment le plus fréquent — une étude un peu poussée des stades jeunes amène un remaniement des

coupes spécifiques, génériques, voire même familiales, se traduisant très généralement par une augmentation du nombre de ces coupes.

Lorsqu'au contraire il s'agit d'insectes dont les adultes, différents, proviennent de larves en apparence identiques, le problème est tout autre en ce que sa solution est susceptible de nous apporter une idée plus précise et plus exacte de la phylogenèse du groupe.

Pareil cas est d'ailleurs assez rare. G. Ulmer a autrefois signalé (1913) celui de *Ecdyonurus fluminum* Pictet et *Thalerosphyrus determinatus* Walker, mais une étude ultérieure du même auteur (1939) a montré qu'il existait suffisamment de différences pour séparer les larves de ces deux genres appartenant d'ailleurs à une même famille : celle des *Ecdyonuridæ*. Plus récemment, semblable problème s'est posé à propos de certaines larves décrites par O. A. Tshernova (1937, *Oligoneurisca borysthenica*), G. Ulmer (1939, *Pseudoligoneuria feuerborni*) et H. T. Spieth (1943, *Oligoneuria* sp.), larves dont la position systématique reste encore à préciser.

En ce qui concerne l'étroite ressemblance des stades jeunes de *Metreletus* et *Ameletus*, il semble bien qu'il s'agit, non pas d'un cas de convergence, mais bien de la preuve d'une étroite communauté d'origine. Les différences imaginales elles-mêmes ne sont pas aussi tranchées que l'on a voulu le croire ; rediscutons-les.

Comme je l'ai rappelé, on a invoqué la morphologie du champ cubital de l'aile antérieure et le tétramérisme tarsal pour séparer les *Metretopodidæ* des *Siphlonuridæ*. Je viens de montrer que l'aile de *Metreletus* manifeste une telle variabilité du champ cubital que certains exemplaires sont fort semblables à des Siphlonurides. Les caractères de l'aile ne suffisent donc pas pour autoriser une séparation nette des deux familles susdites.

Si nous nous adressons à la morphologie tarsienne, nous arrivons à la même conclusion. En effet, il existe des *Siphlonuridæ* authentiques dont les tarses sont tétramères. Sans doute est-il parfois malaisé de voir si le premier article d'un tarse est, oui ou non, ankylosé sur le tibia. Je n'en veux pour preuve que les travaux de J. R. Traver (1935) et D. E. Kimmins (1942 et 1950) dans lesquels ces auteurs accordent aux *Siphlonuridæ* des tarses uniquement 4-segmentés. Si nous en restons à la conception classique, qui admet des tarses penta-

mères pour cette famille, nous pouvons cependant noter, avec R. J. TILLYARD (1933) et J. A. LESTAGE (1935), que chez *Tasmanophlebia* et *Tasmanophlebioides*, deux genres siphlonuridiens d'Australie, les tarses sont, comme chez les *Metretopodidæ*, tétramères sauf à la patte antérieure du mâle. Notons encore que R. DESPAX a observé la même chose en 1927 chez des *Siphlonurus lacustris* EATON des Pyrénées. La morphologie tarsienne ne suffit donc pas, elle non plus, pour isoler du stock siphlonuridien une famille des *Metretopodidæ*.

Dans ces conditions, j'estime ne plus pouvoir maintenir la coupe métrétopodidienne au rang de famille, et propose de la considérer comme une sous-famille des *Siphlonuridæ*, à côté d'une sous-famille des *Siphlonurinæ* où l'on placera les Siphlonurides sensu stricto. On voudra bien observer que ces sous-familles ne sont pas absolument identiques à celles étudiées sous le même nom dans la « Biology of Mayflies » (1935). Non pas qu'elles diffèrent au point de vue de leurs composantes spécifiques et génériques, mais parce qu'ici elles appartiennent, comme je l'ai dit, à la famille des *Siphlonuridæ* telle que l'entendent les auteurs européens, et non à la famille des *Bætidæ* comme le comprennent les tenants de l'école américaine.

Quelle incidence a ce rendement taxonomique sur la position des familles des *Ametropodidæ* et des *Siphloplectonidæ* telles que les a définies J. A. LESTAGE en 1938 ? Ce que nous connaissons à l'heure actuelle des composantes de ces deux familles est encore trop fragmentaire que pour pouvoir en juger. Peut-être — et il faut le souhaiter — auront-elles un jour, elles aussi, leur « *Metreletus* » (2). En attendant, il est permis de supposer qu'il faudra également les considérer comme des sous-familles des *Siphlonuridæ*.

(2) M. G.-F. EDMUNDS J^r me signale que certains *Siphloplecton* ont tendance à perdre la première paire d'intercalaires cubitales de l'aile antérieure, et que la famille des *Siphloplectonidæ* serait ainsi superflue.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

BENGTSSON, S., 1909, *Beiträge zur Kenntnis der Paläarktischen Ephemeriden.* (Lunds Univ. Arssk., N. F., V, 2, p. 3.)

— , 1913, *Undersökningar öfver äggen hos Ephemeriderna.* (Entom. Tidskr., XXXIV, p. 271.)

DEMOULIN, G., 1951, *A propos de Metretopus goetghebueri Lestage, 1938, et des Metretopodidæ (Insectes Ephéméroptères).* (Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg., XXVII, 49.)

DESPAX, R., 1927, *Nouvelles stations françaises de Siphlurus lacustris Eaton (Ephemeridæ).* (Bull. Soc. Ent. France, 1927, p. 151.)

EATON, A. E., 1885-88, *A revisional Monograph of recent Ephemeridæ or Mayflies.* (Trans. Linn. Soc. London [2], Zool., III.)

KIMMINS, D. E., 1942, *Keys to the British Species of Ephemeroptera with keys to the Genera of the Nymphs.* (Scient. Publ. Freshwater Biol. Assoc. Brit. Emp., VII.)

— , 1950, *Ephemeroptera.* (Handbooks for the Identif. of Brit. Insects, R. Ent. Soc. London, I, 9.)

LESTAGE, J. A., 1938, *Contribution à l'étude des Ephéméroptères. XVI. Recherches critiques sur le complexe amétropo-métrétopodidien.* (Bull. Ann. Soc. Ent. Belg., LXXVIII, p. 155.)

MORGAN, A. H., 1913, *A contribution to the biology of May-flies.* (Ann. Ent. Soc. America, VI, 3, p. 371.)

SMITH, O. R., 1935, in NEEDHAM, J. G., TRAVER, J. R. et HSU, Y.-C., *Biology of Mayflies, with a systematic Account of N. A. species. Pt. I, chap. VII.* (Ithaca, N. Y.)

SPIETH, H. T., 1943, *Taxonomic studies on the Ephemeroptera. III. Some interesting Ephemerids from Surinam and other neotropical localities.* (Amer. Mus. Novit., 1244.)

TILLYARD, R. J., 1933, *The Mayflies of the Mount Kosciusko Region. I. (Plectoptera). Introduction and Family Siphlonuridæ.* (Proc. Linn. Soc. N. S. W., LVIII, 1-2, p. 1.)

TRAVER, J. R., 1935, in NEEDHAM, J. G., TRAVER, J. R. & HSU, Y.-C., *Biology of Mayflies, with a systematic Account of N. A. species. Pt. II. Systematic.* (Ithaca, N. Y.)

TSHERNOVA, O. A., 1937, *Die Eintagsfliegen des Dnjepr-Flusses.* (Acad. Sci. R. S. S. Ukraine, Trav. Stat. Hydrobiol., 1937, 15.)

ULMER, G., 1913, *Ephemeriden aus Java, gesammelt von Edw. Jacobson.* (Notes Leyden Mus., XXXV, p. 102.)

— , 1919 (1920), *Neue Ephemeropteren.* (Arch. Naturg., LXXXV, A, 11, p. 1.)

— , 1938, *Chilenische Ephemeropteren, hauptsächlich aus dem Deutschen Entomologischen Institut Berlin-Dahlem.* (Arb. morph. & taxon. Entom., V, 2, p. 85.)

— , 1939, *Eintagsfliegen (Ephemeropteren) von der Sunda-Inseln.* (Arch. f. Hydrobiol., Suppl. XVI, p. 443.)

INSTITUT ROYAL DES SCIENCES NATURELLES DE BELGIQUE.

Ad. Goemaere, Imprimeur du Roi, 21, rue de la Limite, Bruxelles